

## Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Callipus foetidissimus* Savi, 1819 (Myriapode, Diplopode)

par Monique NGUYEN DUY-JACQUEMIN \*

**Résumé.** — Étude du développement postembryonnaire de *Callipus foetidissimus* Savi, avec caractérisation des stades de 2 à 10 rangées ocellaires et observations sur la variation du nombre d'ocelles à chaque stade.

**Abstract.** — The post-embryonic development of *Callipus foetidissimus* Savi is studied; the stages with 2 to 10 rows of ocelli are characterized and the variations in the number of ocelli are given for each stage.

Si le développement postembryonnaire de certains Diplopodes est relativement bien connu, notamment celui des Polydesmoïdes, des Iulides, des Spirobolides et de plusieurs Glomérides, il n'en est pas de même pour celui des Callipoïdes.

LATZEL (1884) décrit le premier les larves de *Lysiopetalum carinatum* Brandt, 1840<sup>1</sup>; il observa seulement 3 stades larvaires : un stade à 39 anneaux (5 apodes), 22 mm de long, 21 oelles; un stade à 43 anneaux (4 apodes), 35-40 mm de long, 28 oelles et un stade à 44-45 anneaux (3 apodes), 45-48 mm de long, 34 à 36 oelles. Les adultes ont 46 anneaux (2 apodes), 60-65 mm de long, 45 oelles généralement.

Plus tard VERHOEFF (1926) indique 4 stades larvaires chez *Callipus longobardius*<sup>1</sup> de la Riviera : un stade à 23-24 anneaux, 7 à 8 mm de long, 3 oelles; un stade à 30-35 anneaux, 8,5 à 11,5 mm de long, 6 oelles; un stade à 41-48 anneaux, 16,5 à 26,5 mm de long et un stade à 52-55 anneaux, 29,5 à 37 mm de long. Les adultes ont 55-60 anneaux.

J'ai repris l'étude de ce développement postembryonnaire sur *Callipus foetidissimus gallicus*, variété *denticulatus* Demange, 1946, qui vit dans les Catacombes situées sous l'emplacement de l'Hôtel de Magny<sup>2</sup>. Tous les exemplaires de cette espèce, conservés sous divers noms dans la collection du Muséum national d'Histoire naturelle, ont également été examinés; ils proviennent de plusieurs localités de France et d'Italie; ce sont : *Callipus foetidissimus* Savi provenant des Alpes-Maritimes (Grasse : grotte du Colombier et Castillon); *Callipus foetidissimus gallicus* Bröl. récolté à Lyon (souterrains de Fourvière) et dans l'Aude (grotte des Caugnous, Cabrespine); *Callipus rissonius* Leach de Seine-et-Marne (Melun) et des Basses-Alpes (Colmars : cascade); *Lysiopetalum foetidissimus* Savi

\* Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon 75005 Paris.

1. Synonyme de *Callipus foetidissimus* depuis BRÜLEMANN, 1935.

2. L'Hôtel de Magny est situé dans le jardin des plantes du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

de Lombardie : Erba (Brianza), des Alpes-Maritimes (Saorge-Breuil, Villefranche-sur-Mer et Menton), du Var (Saint-Raphaël) et enfin *Callipus longobardius* Verhoeff de la Riviera et de Côte. Tous appartiennent en réalité à une même espèce que BRÖLEMANN a nommée *Callipus foetidissimus* Savi, 1819, et à l'intérieur de laquelle il a distingué en 1930 une sous-espèce *Callipus foetidissimus gallicus* Bröl. pour les formes du Rhône, de Seine-et-Marne, des Basses-Alpes et du Gard.

La reproduction de l'espèce *Callipus foetidissimus gallicus* des Cataeombes n'a pu être obtenue en élevage après deux ans d'essais<sup>1</sup>. Les larves prélevées à différents stades de développement et maintenues en captivité n'ont jamais effectué de mue, même après plus d'un an de vie en élevage. Par conséquent, le développement postembryonnaire de *C. foetidissimus* a été étudié uniquement à partir d'observations faites sur 236 individus prélevés régulièrement dans les Cataeombes au moyen d'appâts. Le nombre de formules segmentaires obtenu chez les plus jeunes stades est réduit, comme c'est la règle chez les Iulides ; mais cette réduction peut résulter de l'insuffisance du nombre de jeunes larves récoltées ; ce nombre est précisé dans l'étude qui suit. Chaque stade est défini par le nombre RO de rangées ocellaires, méthode préconisée par VACHON (1947) chez *Pachybolus ligulatus* et utilisée par SAUDRAY, SAHLI et DEMANGE. J'y ajoute la formule segmentaire utilisée par DEMANGE sous la forme d'une fraction dont le numérateur correspond au nombre d'anneaux pédifères (collum inclus) et le dénominateur au nombre d'anneaux apodes terminaux (telson exclu).

#### CARACTÉRISATION DES STADES

##### Stade à 2 RO

Les plus jeunes larves trouvées près des appâts possèdent 23 anneaux (collum et telson compris) et 3 oelles disposés en triangle. Deux ont été récoltées le 28.II.74, une le 3.IV.74 ; elles n'ont pas vécu plus de quatre mois en captivité. Sept autres récoltées en mai 1976 sont encore vivantes. Toutes les dix de formule segmentaire 19/3 mesurent entre 7 et 8 mm de long<sup>2</sup>. Elles ne sont pas pigmentées et possèdent 7 articles antennaires.

Une larve de même formule segmentaire mesurant 7 mm provient des souterrains de Fourvière (Lyon).

Ce stade correspond à celui décrit par VERHOEFF sous le nom de larves primaires chez *Callipus longobardius* de la Riviera.

##### Stade à 3 RO

Les cinq larves examinées possèdent 30 ou 31 anneaux et 5 apodes (telson compris) :

— 3 larves de formule segmentaire 25/4 furent récoltées le 17.IX.74, l'une d'elles fut maintenue en élevage aux Cataeombes et mourut le 8.VII.75 sans avoir mué ;

— 2 larves de formule 26/4 ont été récoltées le 13.II.74 et le 21.V.76.

1. Au cours de l'impression de cette note des pontes ont été obtenues régulièrement depuis juillet 1976 ; les résultats feront l'objet d'une publication ultérieure.

2. La longueur indiquée a été mesurée sur l'individu mort et conservé en alcool ; il en résulte que cette longueur ne correspond pas exactement à la longueur de l'animal vivant.

Ces quatre larves de couleur blanchâtre mesurent entre 9,5 et 10,5 mm de long ; elles ont 6 oelles disposés en triangle et le nombre définitif (8) d'articles antennaires. Elles correspondent aux larves secondaires à 30-35 anneaux déerites par VERHOEFF chez *Callipus longobardius* de la Riviera.

Une larve de formule 26/4 a également été récoltée à Fourvière. J.-M. DEMANGE a trouvé en France une larve de formule 24/4 (*comm. pers.*).

#### Stade à 4 RO

Jusqu'à présent, une seule larve à 4 RO a été trouvée dans les Catacombes. Vivante, elle mesure 18 mm de long ; sa formule segmentaire est 33/4 ; elle possède 10 oelles sur 4 rangées : 1 + 2 + 3 + 4.

J.-M. DEMANGE et moi-même avons observé un individu de formule segmentaire 32/4 provenant des souterrains de Fourvière. Il mesure 14,5 mm de long et possède également 10 oelles. Les représentants de ce stade n'ont pas été signalés par VERHOEFF.

#### Stade à 5 RO

Sur les 13 larves récoltées aux Catacombes il y a :

- 6 larves de formule segmentaire 38/4,
- 6 larves de formule segmentaire 39/4,
- 1 larve de formule segmentaire 40/3.

Ces larves mesurent de 18 à 21 mm. Elles ont 15 oelles disposés sur 5 rangs (1 + 2 + 3 + 4 + 5). Elles ne présentent encore aucun caractère sexuel externe visible sous la loupe. Une légère pigmentation brun très clair apparaît à ce stade et augmente progressivement en intensité aux stades suivants.

La collection du Muséum possède en outre :

- 1 larve de formule segmentaire 36/4 des Alpes-Maritimes,
- 1 larve de formule segmentaire 37/4 de Lombardie (17 mm de long),
- 1 larve de formule segmentaire 39/4 de Fourvière (19 mm de long).

J.-M. DEMANGE a trouvé en France (*comm. inéd.*) une larve 40/4.

Toutes ces larves possèdent également 15 oelles.

VERHOEFF cite de la Riviera un stade ayant 41 à 48 anneaux, pour lequel il n'indique pas le nombre de rangées ocellaires, mais qui doit probablement trouver sa place dans ce stade.

#### Stade à 6 RO

A ce stade les vulves sont déjà différenciées et visibles sous la loupe binoculaire à la base postérieure des pattes II ; les pénis sont reconnaissables au microscope. Il n'y a jamais d'ébauches gonopodiales.

Les 45 larves récoltées possèdent 48, 49, 50 ou 51 anneaux (collum et telson compris) :

- 1 ♀ de formule segmentaire 43/4,

- 1 ♂, 3 ♀ et 2 ind.<sup>1</sup> de formule segmentaire 44/4,
- 1 ♂, 1 ♀ et 2 ind.<sup>1</sup> de formule segmentaire 45/3,
- 11 ♂, 15 ♀ et 1 ind.<sup>1</sup> de formule segmentaire 45/4,
- 3 ♂ et 5 ♀ de formule segmentaire 46/4.

Ces larves mesurent de 26 à 30 mm. Elles possèdent 19, 20 ou 21 ocelles ; ces différences sont dues uniquement à la variation du nombre d'ocelles (4, 5 ou 6) de la dernière rangée ocellaire. Sur les 72 champs oculaires observés appartenant à 36 exemplaires (tabl. I), 4 seulement ne possèdent que 4 ocelles sur la 6<sup>e</sup> RO parmi lesquels 2 gauches<sup>2</sup>, 31 (17 gauches et 14 droits) en ont 5 et 36 (16 gauches et 20 droits) en ont 6. Un champ oculaire gauche a seulement 3 ocelles à la dernière rangée. On peut constater, d'autre part, que 14 individus ont le même nombre d'ocelles à droite et à gauche et que 22 en ont un nombre différent ; parmi eux 13 en ont moins à gauche, et 9 à droite.

TABLEAU I. — Fréquence, au stade 6 RO, des ocelles de la 6<sup>e</sup> rangée.

			NOMBRE D'OCELLES DE LA 6 <sup>e</sup> RO				
			3	4	5	6	
NOMBRE DE CHAMPS OCULAIRES	♂	G	0	1	8	6	
		D	0	2	4	9	
	♀	G	1	1	9	10	
		D	0	0	10	11	
	♂ + ♀		G + D	1	4	31	36

D : champ oculaire droit, G : champ oculaire gauche des mâles et des femelles.

J'ai observé un mâle immature 44/4 de Fourvière, mesurant 25 mm dont chaque champ oculaire est composé de 20 ocelles. Les formules segmentaires suivantes : 43/3, 44/3, 44/4 et 46/4 m'ont été communiquées oralement par J.-M. DEMANGE ; elles proviennent d'exemplaires récoltés en France, dont le sexe n'a pas été déterminé.

Un nombre inférieur d'anneaux : 41/4 a été trouvé sur un individu des Alpes-Maritimes dont le sexe n'a pu être déterminé car vulves et pénis sont absents. Il s'agit peut-être là d'une larve à développement retardé.

VERHOEFF qui définit un stade à 41-48 anneaux n'a probablement pas vu qu'il s'agissait de deux stades différents à 5 RO et 6 RO.

### Stade à 7 RO

Les larves sont encore immatures ; chez les mâles les premières ébauches gonopodiales apparaissent à ce stade et peuvent être reconnues sur l'animal vivant, observé face ventrale sous la loupe, dans un tube de verre.

1. Ces larves sont encore vivantes actuellement ; la détermination de leur sexe est extrêmement difficile.

2. Dans un cas un ocelle supplémentaire s'est intercalé entre la 4<sup>e</sup> et la 5<sup>e</sup> RO.

Les 60 larves récoltées possèdent 53, 54 ou 55 anneaux, toutes ont les 4 derniers anneaux (telson compris) apodes. Il y a :

- 8 ♂ et 4 ♀ de formule segmentaire 49/3,
- 17 ♂ et 21 ♀ de formule segmentaire 50/3,
- 5 ♂ et 5 ♀ de formule segmentaire 51/3.

Ces larves mesurent de 32 à 38 mm. Elles possèdent le plus souvent 26 et 27 ocelles, plus rarement 25, exceptionnellement 28 et 24. Ces différences sont dues, le plus souvent, à la variation du nombre d'ocelles formant la dernière rangée ocellaire et plus rarement l'avant-dernière rangée (tabl. II). Sur 110 champs oculaires observés (55 individus), 7 possèdent respectivement 5 et 4 ocelles aux 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> RO ; 10 possèdent 5 ocelles aux 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> RO ; 4 possèdent 6 ocelles à la 6<sup>e</sup>, 4 à la 7<sup>e</sup> RO ; 31 possèdent 6 ocelles à la 6<sup>e</sup>, 5 à la 7<sup>e</sup> ; 52 en ont 6 à chacune de ces rangées ; enfin 5 seulement ont une 7<sup>e</sup> rangée de 7 ocelles.

TABLEAU II. — Fréquence, au stade 7 RO, des ocelles des 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> rangées.

		NOMBRE D'OCELLES DES 6 <sup>e</sup> + 7 <sup>e</sup> RO						
		5 + 4	5 + 5	6 + 4	6 + 5	6 + 6	6 + 7	
NOMBRE DE CHAMPS OCULAIRES	♂	G	2	2	0	13	10	1
		D	2	1	1	6	16	1
	♀	G	0	6	1	7	11	2
		D	3	1	2	5	15	1
	♂ + ♀	G + D	7	10	4	31	52	5

D : champ oculaire droit, G : champ oculaire gauche des mâles et des femelles.

Les individus (19)<sup>1</sup> possédant le même nombre d'ocelles sur chaque champ oculaire sont moins fréquents que ceux (36) ayant des nombres différents. Parmi ces derniers, 20 ont un nombre inférieur d'ocelles à gauche et 16 à droite.

Dans la collection du Muséum il y a :

- 1 ♀ de formule segmentaire 47/3 des Alpes-Maritimes,
- 1 ♀ de formule segmentaire 48/3 des Basses-Alpes,
- 1 ♂ et 1 ♀ de formule segmentaire 50/3 de Lombardie,
- 1 ♂ et 3 ♀ de formule segmentaire 51/3 des Alpes-Maritimes et du Var,
- 1 ♂ de formule segmentaire 52/3 du Var.

Rappelons que VERHOEFF a signalé un stade larvaire de 52 à 55 anneaux chez *Callipus longobardius* de la Riviera.

1. 12 individus ont les 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> RO de 6 ocelles chacune.

## Stade à 8 RO

C'est le stade préadulte. Les vulves sont encore situées à la base des pattes II, non régressées. Les ébauches gonopodiales sont plus courtes et leur base est plus importante qu'au stade précédent ; elles permettent de caractériser ce stade chez *C. foetidissimus* des Cataombes.

Les 44 représentants du stade préadulte possèdent 56, 57 ou 58 anneaux dont 3 ou 4 anneaux apodes, à l'exception toutefois d'une seule femelle ayant 55 anneaux dont les 3 derniers apodes : 52/2 (tabl. V). Il y a :

- 3 ♂ de formule segmentaire 52/3,
- 7 ♂ et 3 ♀ de formule segmentaire 53/2,
- 4 ♂ et 5 ♀ de formule segmentaire 53/3,
- 8 ♂ et 8 ♀ de formule segmentaire 54/2,
- 2 ♂ de formule segmentaire 54/3,
- 1 ♂ et 2 ♀ de formule segmentaire 55/2.

Ces individus préadultes mesurent de 40 à 44 mm. De même qu'aux stades précédents le nombre d'ocelles des 5 premières rangées reste constant. Les ocelles des 3 dernières rangées ne sont pas toujours bien alignés et des chevauchements sont possibles<sup>1</sup>. Nous avons pu cependant observer pour les 3 dernières rangées 6 RO + 7 RO + 8 RO les nombres suivants (tabl. III) : 6 + 6 + 6 et 6 + 6 + 5 le plus fréquemment, 6 + 6 + 4, 6 + 5 + 5, 6 + 5 + 4, 5 + 5 + 5 et 6 + 7 + 6 plus rarement. Sur 38 individus, 12 seulement ont le même nombre d'ocelles à droite et à gauche, c'est-à-dire pour les 3 dernières rangées 6 + 6 + 6 (7 cas), 6 + 6 + 5 (4 cas), 6 + 5 + 5 (1 cas) ; 16 individus ont un nombre inférieur d'ocelles à droite et 10 à gauche.

TABLEAU III. — Fréquence, au stade 8 RO, des ocelles des 6<sup>e</sup>, 7<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> rangées.

		NOMBRE D'OCELLES DES 6 <sup>e</sup> + 7 <sup>e</sup> + 8 <sup>e</sup> RO													
		5+5	5+5	6+5+3	6+5+4	6+5+5	6+6+4	6+6+5	6+6+6	6+7	6+7+5	6+7+6	6+7+7		
NOMBRE DE CHAMPS OCULAIRES	♂	G	1	0	0	1	0	2	4	13	0	1	1	0	
		D	1	1	1	1	1	4	6	6	1	0	1	1	
	♀	G	0	0	0	0	2	1	5	5	0	0	1	0	
		D	1	0	0	2	1	0	4	5	0	0	1	0	
	♂ + ♀		G + D	3	1	1	3	4	7	19	29	1	1	4	1

D : champ oculaire droit, G : champ oculaire gauche des mâles et des femelles.

1. Il arrive assez rarement que la limite entre 2 ocelles de rangées consécutives disparaisse ; dans ce cas, l'ocelle est beaucoup plus allongé et présente la surface de 2 ocelles fusionnés ; il a été compté chaque fois pour 2 ocelles.

Pour les autres stations de la collection du Muséum on trouve :

- 1 ♀ de formule segmentaire 50/2 chez *C. longobardius* de la Riviera,
- 1 ♂ de formule segmentaire 51/3 des Alpes-Maritimes,
- 1 ♂ et 1 ♀ de formule segmentaire 52/2 des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes,
- 2 ♂ de formule segmentaire 53/2 des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes,
- 4 ♂ et 2 ♀ de formule segmentaire 54/2 des Alpes-Maritimes et de Lombardie,
- 1 ♂ de formule segmentaire 55/2 de Côte-d'Or,
- 1 ♂ de formule segmentaire 56/2 du Var.

Quatre de ces formules segmentaires sont déjà présentes chez les spécimens des Catacombes, celle à 52/2 appartenant seulement à une femelle. Trois formules sont nouvelles pour ce stade ; elles appartiennent respectivement à un mâle 56/2 présentant tous les caractères d'un mâle préadulte, à un mâle 53/2 des Alpes-Maritimes et à un mâle 57/3 de Lombardie. Ces deux derniers mâles ont des ébauches gonopodiales petites et encore divisées en articles comme celles des immatures à 7 RO ; ils présentent donc un retard dans la réduction de la patte VIII.

#### Stade à 9 RO

C'est le stade adulte. Chez les mâles les gonopodes sont bien développés et le vertex concave. Chez les femelles les pattes II sont réduites aux coxites et les vulves présentent leur structure définitive.

Les 53 adultes à 9 RO des Catacombes ont 58, 59 ou 60 anneaux dont 3 apodes. Ils sont représentés par :

- 5 ♀ et 7 ♂ de formule segmentaire 55/2,
- 7 ♀ et 20 ♂ de formule segmentaire 56/2,
- 5 ♀ et 9 ♂ de formule segmentaire 57/2.

Les adultes mesurent de 45 à 60 mm. Les formules obtenues pour les 4 dernières rangées ocellaires 6 + 7 + 8 + 9 RO sont assez nombreuses (tabl. IV). Le plus grand nombre de champs ocellaires (26) possède 6 oelles à chaque rangée, soit : 6 + 6 + 6 + 6, 19 champs en ont 6 + 6 + 6 + 5, plus rarement on observe 5 + 5 + 5 + 4, 6 + 6 + 5 + 5, 6 + 7 + 6 + 6 et 6 + 7 + 7 + 6. Sur le tableau IV ne figurent pas les formules données par un seul champ ocellaire, soit : 5 + 5 + 5 + 5, 5 + 5 + 6 + 5, 5 + 6 + 6 + 5, 5 + 6 + 6 + 6, 6 + 5 + 5 + 5, 6 + 7 + 5 + 5, 6 + 6 + 7 + 6, 6 + 7 + 7 + 5, 6 + 6 + 7 + 7, 6 + 7 + 8 + 6 et 6 + 8 + 6 + 6. Parmi 47 individus 6 seulement possèdent le même nombre et la même disposition des oelles sur les champs droit et gauche : 5 ont les 4 dernières rangées ocellaires représentées par : 6 + 6 + 6 + 6 et 1 par : 5 + 6 + 6 + 5. 24 individus ont un nombre inférieur d'oeelles à gauche et 17 à droite.

Ce stade à 9 RO est représenté dans la collection du Muséum par :

- 1 ♂ adulte de formule segmentaire 53/2 des Basses-Alpes,
- 1 ♀ adulte de formule segmentaire 54/2 de la Riviera,
- 2 ♀ immatures de formule segmentaire 54/2 des Alpes-Maritimes,
- 1 ♂ immature de formule segmentaire 55/1 des Alpes-Maritimes,
- 2 ♂ et 1 ♀ adultes de formule segmentaire 55/2 de la Riviera et des Alpes-Maritimes,

- 1 ♀ immature de formule segmentaire 55/2 des Alpes-Maritimes,
- 1 ♀ adulte de formule segmentaire 56/2 de Seine-et-Marne,
- 1 ♂ immature de formule segmentaire 56/2 de Lombardie,
- 1 ♀ adulte de formule segmentaire 58/1 de l'Aude.

Signalons que VERHOEFF indique 55-60 anneaux pour le stade adulte de la Riviera et jusqu'à 62 anneaux à Côte.

TABLEAU IV. — Fréquence, au stade 9 RO, des oelles des 6<sup>e</sup>, 7<sup>e</sup>, 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> rangées.

		NOMBRE D'OELLES DES 6 <sup>e</sup> + 7 <sup>e</sup> + 8 <sup>e</sup> + 9 <sup>e</sup> RO												
		5+5+5+4	5+5+6+4	5+6+6+5	6+5+5+5	6+6+6+4	6+6+6+5	6+6+6+6	6+7+6+4	6+7+6+5	6+7+6+6	6+7+7+4	6+7+7+6	
NOMBRE DE CHAMPS OCULAIRES	♂	G	3	4	0	0	0	4	11	1	1	2	0	1
		D	1	0	0	0	1	11	9	0	1	2	0	1
	♀	G	0	1	1	3	1	2	4	0	0	0	0	2
		D	0	0	1	1	1	2	2	1	0	1	2	2
	♂ + ♀	G + D	4	2	2	4	3	19	26	2	2	5	2	6

D : champ oculaire droit, G : champ oculaire gauche des mâles et des femelles.

Sur ce tableau ne figurent pas les formules 5 + 5 + 5 + 5, 5 + 5 + 6 + 5, 5 + 6 + 6 + 5, 5 + 6 + 6 + 6, 6 + 5 + 5 + 5, 6 + 7 + 5 + 5, 6 + 6 + 7 + 6, 6 + 7 + 7 + 5, 6 + 6 + 7 + 7, 6 + 7 + 8 + 6 et 6 + 8 + 6 + 6, représentées une seule fois.

### Stade à 10 RO

Trois adultes ayant 10 rangées ocellaires, mesurant entre 58 et 60 mm, ont été rééoliés aux Catacombes :

- 1 ♀ de formule segmentaire 56/2 ayant à gauche 6 + 7 + 8 + 8 + 6 oelles aux 5 dernières RO et à droite 6 + 7 + 7 + 6 + 6,
- 1 ♂ de formule segmentaire 57/1 ayant à gauche 5 + 6 + 6 + 6 + 5 oelles et à droite 6 + 7 + 7 + 7 + 6 oelles,
- 1 ♂ de formule segmentaire 59/2 ayant à gauche 6 + 6 + 6 + 5 + 5 et à droite 6 + 6 + 6 + 6 + 6.

Dans la collection du Muséum :

- 1 ♂ de formule segmentaire 54/2 des Alpes-Maritimes,
- 2 ♂ de formule segmentaire 55/2 des Alpes-Maritimes,
- 1 ♂ et 2 ♀ de formule segmentaire 56/2 des Alpes-Maritimes,
- 2 ♀ de formule segmentaire 57/2 des Alpes-Maritimes et de la Riviera,
- 1 ♀ de formule segmentaire 58/2 de Côte.

TABLEAU V. — Formules segmentaires du développement postembryonnaire de *C. foetidissimus* Savi, observées à partir de récoltes.

CATACOMBES DU MUSEUM								COLLECTIONS DU MUSEUM							
2 RO		$\frac{19}{3}$							$\frac{19}{3}$						
		10							1						
3 RO		$\frac{25}{4}$	$\frac{26}{4}$						$\frac{24}{4}$	$\frac{26}{4}$					
		3	2						1	1					
4 RO		$\frac{33}{4}$							$\frac{32}{4}$						
		1							1						
5 RO		$\frac{38}{4}$	$\frac{39}{4}$	$\frac{40}{3}$					$\frac{36}{4}$	$\frac{37}{4}$	$\frac{39}{4}$	$\frac{40}{4}$			
		6	6	1					1	1	2	1			
6 RO		$\frac{43}{4}$	$\frac{44}{4}$	$\frac{45}{3}$	$\frac{45}{4}$	$\frac{46}{4}$			$\frac{41}{4}$	$\frac{43}{3}$	$\frac{44}{3}$	$\frac{44}{4}$	$\frac{46}{4}$		
	♂		1	1	11	3						1			
	♀	1	3	1	15	5									
7 RO		$\frac{49}{3}$	$\frac{50}{3}$	$\frac{51}{3}$					$\frac{47}{3}$	$\frac{48}{3}$	$\frac{50}{3}$	$\frac{51}{3}$	$\frac{52}{3}$		
	♂	8	17	5							1	1	1		
	♀	4	21	5					1	1	1	3			
8 RO		$\frac{52}{2}$	$\frac{52}{3}$	$\frac{53}{2}$	$\frac{53}{3}$	$\frac{54}{2}$	$\frac{54}{3}$	$\frac{55}{2}$	$\frac{50}{2}$	$\frac{51}{3}$	$\frac{52}{2}$	$\frac{53}{2}$	$\frac{54}{2}$	$\frac{55}{2}$	$\frac{56}{2}$
	♂		3	7	4	8	2	1		1	1	2	4	1	1
	♀	1		3	5	8		2	1		1		2		
9 RO		$\frac{55}{2}$	$\frac{56}{2}$	$\frac{57}{2}$					$\frac{53}{2}$	$\frac{54}{2}$	$\frac{55}{1}$	$\frac{55}{2}$	$\frac{56}{2}$	$\frac{58}{1}$	
	♂	7	20	9					1		1*	2	1*		
	♀	5	7	5						1 2*		1 1*	1	1	
10 RO		$\frac{56}{2}$	$\frac{57}{1}$	$\frac{59}{2}$					$\frac{54}{2}$	$\frac{55}{2}$	$\frac{56}{2}$	$\frac{57}{2}$	$\frac{58}{2}$		
	♂		1	1					1	2	1				
	♀	1									2	2	1		

Le numérateur des fractions représente le nombre d'anneaux pédifères, le dénominateur celui des apodes (telson exclu). Le nombre d'individus est porté sous chaque formule. L'astérisque représente les individus préadultes au stade à 9 RO.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

**Nombre de stades postembryonnaires** (tabl. V)

Cette étude nous a permis d'identifier chez *C. foetidissimus* 7 stades larvaires, à partir du stade à 2 RO compris, au lieu des 4 stades donnés par VERHOEFF, et 2 stades adultes à 9 et 10 RO. Le nombre de stades de *Callipus* est donc inférieur à celui des Iulides chez lesquels les adultes s'observent du stade 8 à 12 RO et parfois davantage chez *Tachypodoiulus albipes* et *Schizophyllum sabulosum*.

L'absence de ponte empêche de connaître les larves des tout premiers stades, elles-ci demeurent probablement dans des cavités du sol, car elles n'ont jamais été découvertes près des appâts ou en d'autres endroits dans les galeries des Catacombes (cf. note infrapaginale, p. 1116).

Les représentants du stade à 10 RO sont rares chez *Callipus foetidissimus* des Catacombes, il s'agit probablement d'adultes retardés. Le développement de cette espèce est en outre extrêmement lent car j'ai observé chez les larves des périodes très longues de vie en élevage, sans mue : 10 mois, 12 mois et 13 mois pour des larves appartenant respectivement aux stades à 3, 5 et 6 RO.

**Formules segmentaires**

Le nombre de formules segmentaires de *Callipus foetidissimus* des Catacombes (tabl. V) est réduit sauf au stade à 8 RO ; cela peut être dû aux conditions stables de vie souterraine : température variant entre 14 et 15°C et humidité toujours à 100 %. Les individus des premiers stades sont très rares et on peut se demander si le début du développement ne s'effectue pas soit en surface, soit dans les fissures profondes de la terre, soit dans les interstices des pierres formant les parois des Catacombes ; j'ai pu d'ailleurs constater l'aptitude de ces Diplopodes à creuser l'argile et à s'enfoncer dans la terre.

Comment expliquer, sinon par le hasard des captures, que des formules segmentaires appartenant à un très petit nombre d'exemplaires soient issues de formules représentées par de nombreux individus : par exemple 49/3 (4 larves) issu de 45/4 (26 larves). En outre, le nombre des anneaux observés à chacun des stades 2 RO, 3 RO, 4 RO, 5 RO et 6 RO est toujours supérieur à celui qu'on obtient à partir des formules du stade précédent. On doit donc constater l'absence de nombreuses formules intermédiaires. Certaines d'entre elles sont fournies par le matériel des collections du Muséum (tabl. V), les formules plus faibles provenant d'individus des Alpes-Maritimes. Les formules marginales pourraient donc appartenir aux *Callipus* vivant en surface. Néanmoins, plusieurs sous-espèces sont incluses dans la collection du Muséum, en particulier *C. foetidissimus litoralis*<sup>1</sup> qui présente un renflement au flagelle gonopodial, alors que la sous-espèce *gallicus* Bröl. en est dépourvue.

Si l'on compare les formules segmentaires des différents stades larvaires de *C. foetidissimus* des Catacombes à celles des Iulides, on retrouve certaines similitudes. Il y a,

1. A laquelle appartiennent les spécimens des Alpes-Maritimes.

comme chez ces derniers, deux nombres d'apodes à chaque stade, en ne tenant pas compte des stades à 2, 3 et 4 RO dont on ne possède que très peu d'exemplaires. Comme pour les Iulides, il existe des individus de même formule segmentaire appartenant à des stades différents : par exemple les formules 55/2 appartiennent aussi bien au stade à 8 RO qu'à 9 RO, mais seuls les individus à 9 RO ont le vertex aplati et les gonopodes bien développés dans le cas des mâles, ou les pattes II réduites aux coxites dans le cas des femelles.

### Apparition des caractères sexuels

Les immatures mâles et femelles apparaissent au stade à 6 RO ; les adultes au stade à 9 RO. Les mâles adultes sont plus abondants que les femelles dans nos captures.

Toutefois, les exemplaires provenant des Alpes-Maritimes ont un développement plus lent se traduisant non seulement par un nombre inférieur d'anneaux mais aussi chez certains exemplaires par un stade supplémentaire pour arriver au stade adulte. Rappelons que le sexe d'une larve à 6 RO n'est pas encore différencié extérieurement, que des mâles à 8 RO présentent des ébauches gonopodiales typiques du stade 7 RO, enfin que des représentants du stade 9 RO ne sont pas adultes mais possèdent les caractères du stade préadulte. De même un mâle à 8 RO de Lombardie est en retard d'un stade ; malheureusement le nombre de spécimens récoltés dans cette station est très faible.

### Nombre d'ocelles

Les cinq premières rangées ocellaires sont invariables et ont respectivement 1, 2, 3, 4 et 5 ocelles. Dans les rangées suivantes le nombre d'ocelles varie de 4 à 7. Le nombre 6 est le plus fréquent, le nombre 5 se rencontre un peu moins souvent. Exceptionnellement, 3 ocelles seulement composent la dernière rangée. Il ne semble pas exister de corrélation entre la formule ocellaire la plus fréquente et les formules segmentaires observées le plus souvent ; l'insuffisance du matériel ne permet actuellement aucune conclusion.

Parfois, à la place de l'ocelle terminal d'une rangée, du côté de la base antennaire, on trouve 2 plus petits ocelles superposés (ces cas ne figurent pas dans les tableaux) ; ils se rencontrent surtout chez les derniers stades mais leur fréquence est rare : 5 cas chez les individus à 8 RO, 14 cas chez les 9 RO. Parfois, il y a 2 ocelles au lieu d'un seul à la première rangée : 1 cas chez les 7 RO, 2 cas chez les 9 RO. Enfin, parfois, une rangée ocellaire entre la 4<sup>e</sup> RO et la dernière RO est réduite à 3 ou 4 ocelles situés à l'opposé de la base antennaire : 1 cas chez les 8 RO, 2 cas chez les 9 RO. Un rang entier d'ocelles manque au champ oculaire droit d'un mâle adulte, tandis que la 7<sup>e</sup> RO de son champ oculaire gauche est réduite à 3 ocelles. Ainsi on retrouve chez *Callipus foetidissimus* des cas de réduction ocellaire semblables à ceux décrits par SAHLI (1969) chez les Iulides.

A partir du stade à 6 RO un individu possède rarement le même nombre d'ocelles à droite et à gauche, mais le plus souvent un nombre inférieur à gauche (tabl. I, II, IV), sauf pour le stade à 8 RO (tabl. III). Cependant, si l'on calcule pour les champs droits et gauches les moyennes M des nombres d'ocelles des rangs développés après les cinq premiers, on obtient les résultats suivants :

Larves à 6 RO	champs gauches	: M = 5,33, $\sigma^2 = 0,50$	} sd = 0,13, t = 1,31 N.S.
	champs droits	: M = 5,50, $\sigma^2 = 0,36$	
Larves à 7 RO	champs gauches	: M = 11,25, $\sigma^2 = 0,85$	} sd = 0,47, t = 0,26 N.S.
	champs droits	: M = 11,37, $\sigma^2 = 1,05$	
Larves à 8 RO	champs gauches	: M = 17,38, $\sigma^2 = 1,70$	} sd = 0,31, t = 1,39 N.S.
	champs droits	: M = 16,95, $\sigma^2 = 1,74$	
Larves à 9 RO	champs gauches	: M = 23,21, $\sigma^2 = 2,91$	} sd = 0,35, t = 0,94 N.S.
	champs droits	: M = 23,54, $\sigma^2 = 1,58$	

En conséquence, les différences observées entre le nombre d'ocelles des champs droits et gauches ne sont pas significatives et doivent être attribuées au hasard.

En outre, le test du  $\chi^2$  de FISHER appliqué à l'ensemble des stades de 6 à 10 RO, donne  $\chi^2 = 0,12$ . Avec deux degrés de liberté, la valeur limite 5,99 pour une sécurité de 95 % indique qu'il y a indépendance totale entre les dissymétries observées et les sexes.

#### CONCLUSION

Les recherches entreprises en vue de compléter nos connaissances sur la biologie de *Callipus foetidissimus* apportent des précisions sur le développement postembryonnaire de cette espèce. Elles mettent en évidence un mode de croissance très lent et permettent de constater plusieurs faits nouveaux :

1. l'existence de 3 stades larvaires qui n'avaient pas encore été observés ;
2. la différenciation externe du sexe au stade à 6 RO (rangées ocellaires) et le développement définitif des vulves et gonopodes au stade à 9 RO ;
3. le mode d'apparition des oelles et les variations de leur distribution, traduites par une dissymétrie non significative.

Toutefois il reste à élucider plusieurs problèmes : découverte des larves des premiers stades ; existence de lacunes dans plusieurs stades intermédiaires ; explication du fait que de rares adultes possèdent 10 rangées ocellaires.

Nos recherches sont actuellement orientées vers la solution de ces problèmes.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRÖLEMANN, H. W., 1935. — Myriapodes Diplopodes (chilognathes I). *In* : Faune de France, **29** : 369 p.
- DEMANGE, J.-M., 1946. — *Callipus foetidissimus gallicus denticulatus* nov. var. des Catacombes du Muséum d'Histoire naturelle de Paris (Myriapodes Diplopodes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **18** (5) : 394-396.
- 1972. — Contribution à la connaissance du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* (Voges) (Développement segmentaire, croissance ocellaire, croissance des organes copulateurs, notion de lignées larvaires, zone de croissance). *Biologica Gabonica*, **8** (2) : 127-161.

- LATZEL, R., 1884. — Die Myriapoden der Österreich-Ungarischen Monarchie : die Symphylen, Pauropoden und Diplopoden. Wien, 414 p.
- SAHLI, F., 1969. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Diplopedes Iulides. *Annls Univ. sarav.*, **7** : 1-154.
- VACHON, M., 1947. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges (Myriapodes, Diplopodes, Spirobolides). Les étapes de la croissance. *Annls Sci. nat. Zool., Fr.*, **2** : 109-121.
- VERHOEFF, K. W., 1910. — Ueber Diplopoden 11-15 Aufsatz (31-35). Beiträge zur Kenntnis der Glomeriden, Iuliden, Aseospermorpha und Lysiopetaliden, sowie zur Fauna Siziliens, Untersuchungen über Art- und Gruppensystematik, Morphologie, nachembryonale Entwicklung, Biologie und Geographie. *Nova Acta Acad. Caesar. Leop. Carol.*, **92** : 139-448.
- 1926. — *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, Bd 5 : Arthropoda- II : Abteilung : Myriapoda 2 — Bueh : Diplopoda : 129-288.

*Manuscrit déposé le 12 janvier 1976.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n<sup>o</sup> 408, sept.-oct. 1976,  
Zoologie 285 : 1115-1127.

*Achévé d'imprimer le 28 février 1977.*